云 南 植 物 研 究　1997；增刊Ⅸ：97～107
Acta Botanica Yunnanica

西双版纳热带季节雨林绒毛番龙眼群落的乔木种群配置研究*

苏 文 华
（云南大学生态学与地植物学研究所，昆明，650091）

摘要 本文对西双版纳季节雨林“绒毛番龙眼、毗黎勒、泰国黄叶树群落”中乔木植物种群的配置进行了研究。结果表明：大多数林冠层和乔木中层种群的成年个体不多，没有优势种。林冠层种群的个体水平分布以随机形式为主，乔木下层种群以集群形式分布为主。同一种群在个体的不同生长发育阶段可能有不同的个体分布格局形式。从幼苗到成年，林冠层种群趋向于分布更均匀，乔木下层种群个体分布则趋向于更群集。乔木下层中的种类数及个体数最多，林冠层中种类及个体数最少；大多数种群为连续种群；群落具稳定的“J 型”立木级结构。乔木植物种间关联程度较低，尤其是林冠层种群间。群落内种间相对独立，但强烈排斥外来种。作者认为热带季节雨林中乔木植物有较高的生态位重叠，种间、种内个体间竞争剧烈。种群之间存在“间歇式竞争”，通过竞争与干扰的相互转换，使种群间在竞争与共存中达到平衡，既使种群中有少数个体能充分生长发育不断更新，又使群落维持较高的物种多样性。

关键词 西双版纳，热带季节雨林，乔木种群配置

STUDY ON THE COMPOSITION OF TREE POPULATION OF POMETIA TOMENTOSA COMMUNITY IN THE TROPICAL SEASONAL RAIN FOREST OF XISHUANGBANNA

SU Wen-Hua
(*Institute of Ecololgy and Geobotany, Yunnan University,* Kunming 650091)

Abstract This paper studies the composition of tree population in *Pometia tomentosa* Community in Xishuangbanna. The result shows that there are a few adults in tree populations and no dominant species in the community. In tree populations, the spatial distribution of individuals is random and clustered. Most of populations at layer A are random distribution, but at layer C are clustered. The spatial pattern of juveniles and adults might be different. Adults tend to be more uniformly distrubited than expected from the models of their juveniles at layer A populations, but more clustered than juveniles at layer C of tree layer. Number of species and individuals is most at the lower layer, least layer A. Most of populations are continuous population types. A few tree species are interspecific association, and few at layer A. The writer suggestes that the tree populations′ niche overlaps in the tropical seasonal rain forest, competition between and among species is

* 加拿大国际发展研究中心(IDRC)资助项目；云南省科委国际合作资助项目；云南省教委基金重点资助项目
1996-06-27 收稿，1996-09-10 修回

sharp and discontinuuos. Interaction transforming from competition to interference or from competition to interference balance competition with coexistence. A few individuals can develop into adults and the community maintains high biodiversity.

Key words Xishungbann, Tropical seasonal rain forest, Composition of tree population

群落中种群配置的研究不仅可展示群落的结构，还有助于了解种群间的相互关系及群落动态；是群落生态系统恢复或修复工作的基础。

向应海(1981)对滇南热带雨林中种群配置进行过初步研究，提出了热带雨林中种群及个体配置的一些规律和特点。该研究侧重于组成种群的定性分析，未对种群个体的空间分布特征及变化、种间关系等进行定量的统计学分析。为此，本文对西双版纳热带雨林的另一个常见类型绒毛番龙眼群落利用统计学方法分析了主要乔木种群个体的水平分布格局类型和种间关联程度，对种群的垂直结构和群落中物种多样的垂直分布进行定量分析。以期对沟谷雨林中乔木种群的配置有进一步的全面了解，探讨种间关系及群落动态。

分布与生境

绒毛番龙眼群落（*Pometia tomentosa* Community）是云南西双版纳热带季节雨林的一个重要群落类型（吴征镒主编, 1987)。广泛分布于西双版纳海拔 900 m 以下的山地沟谷中。

本研究的调查地位于西双版纳勐养自然保护区西部澜沧江边的江边寨村附近沟谷中。由于该地区地处偏僻，并常有野象活动，人为影响较小，故群落保存较原始。通过对群落外貌、结构及种类等的全面调查分析，确认该群落是本地区典型的沟谷热带季节雨林，定名为“番龙眼、毗黎勒、泰国黄叶树群落”（金振洲, 欧晓昆, 1997)。群落高 30～35 m；总盖度 100%；共有 235 个种群，其中乔木种群 90 个（不含灌木状小乔木），占总数的 38.3%。群落分五个层次。乔木上层（A 层，林冠层），高 30～35 m，层盖度 20%；乔木中层（B 层）高 15～25 m，层盖度 65%；乔木下层（C 层），高 3～15 m，层盖度 45%。小乔木灌木层（D 层）由鳞尾木（*Lepionurus sylvestris*）和核实木（*Drypetes cumingii*）等及乔木种群的苗木等组成，高 1～2 m，层盖度 30%。草本层（E 层）层盖度 20%，主要种类有乔木种群的幼苗及卵叶蜘蛛抱蛋（*Aspidistra typica*)、红豆蔻（*Alpinia galanga*）和思茅三叉蕨（*Tectaria simaoensis*）等。

研究方法

1. 野外调查

从沟底沿坡面设置一 50 m × 60 m 的样地，分隔成 30 个 100 m^2（10 m × 10 m）的相邻格子样方，合计 3000 m^2。对各样方中胸径 2.5 cm 以上的树林进行每木调查，记录胸径、高度、冠幅，同时把其位置在一张坐标图上标出；并统计胸径 2.5 cm 以下，高 1 m 以上的苗木。每个样方内以 4 m2 小样地统计幼苗，共计幼苗小样地 30 个，面积 750 m^2。同时对样地内的灌木和草本植物的情况及群落的其它群落学特征进行调查记录。

2. 格局分析方法

个体分布的格局以检验观测值对 Poisson 分布的偏离来确定。本文采用方差均值比率检验，并进行 t 检验（张金屯, 1995)。

3. 种群间关联及分离

将任一两个种在同一样地出现与否的观测值填入 2×2 列联表，通过计算 X^2 值来检验两种间相互关联或彼此独立（张金屯, 1995)。

结果与分析

1. 乔木种类组成及种群大小

群落中有乔木 90 种，占群落全部种类数目的 38.3%。主要种类见下表（表 1）。

表 1　样地上木本植物种群大小及个体垂直分布（面积：3000 m^2）

Table 1　Tree population and individual distribution in layers in the quadrat.

层次 Layers	序号 No	种群名称	Populations	种群大小 Size	频度 Fre. %	分层株数 Number of individuals					隶属层
						E	D	C	B	A	
乔木上层	1	绒毛番龙眼	Pometia tomentosa	1770	100	1710	44	10	3	3	A
	2	思茅黄肉楠	Actinodaphne henryi		56	150	14	23	7	2	A
	3	景洪暗罗	Polyalthia cheliensis	186	44	180	2	1	1	2	A
	4	泰国黄叶树	Xanthophyllum siamense	58	64	30	17	7	2	2	A
	5	大果青冈	Cyclobalanopsis rex	6	16	0	2	0	2	2	A
	6	轮叶戟	Lasiococca comberi var. peudover-ticillata		23	210	20	8	1	2	A
	7	毗黎勒	Terminalia bellirica	2	4	0	0	0	0	2	A
	8	银钩花	Mitrephora thorelii	369	88	240	88	32	8	1	A
	9	窄叶翅子树	Pterospermum lanceaefolium	128	92	90	19	13	5	1	A
	10	降真香	Acronychia pedunculata		80	240	54	17	3	1	A
	11	海南水团花	Adina hainanensis	181	64	150	16	12	2	1	A
	12	老挝天料木	Homalium ceylanicum var. laoticum	4	8	0	1	0	2	1	A
	13	海南蒲桃	Syzygium cumini	60	88	30	10	18	1	1	A
	14	粗糠柴	Mallotus philippinensis		28	•	4	1	0	1	A
	15	假含笑	Paramichelia baillonii	1	4	0	0	1	0	1	A
	16	勐仑琼楠	Beilschmiedia brachythyrsa	3	12	0	0	2	0	1	A
	17	新乌檀	Neonauclea griffithii		4	0	0	1	1	1	A
	18	微毛紫薇	Lagerstroemia tomentosa		4	0	0	0	0	1	A
	19	铁毛春			4	0	1	0	0	1	A
	20	盆架树	Winchia calophylla		4	30	2	1	0	1	A
	21	未定种一种			4	0	0	0	0	1	A
	22	樟叶朴	Celtis cinnamomifolia		4	0	0	0	0	1	A
	23	腺叶暗罗	Polyalthia simiarum		4	0	0	0	0	1	A
		小计					296	139	38	33	
乔木中层	24	椭圆蒲桃	Syzygium oblatum		48	•	47	13	9	0	B
	25	印度栲	Castanopsis indica	6	16	0	0	2	4	0	A
	26	云南银柴	Aporusa yunnanensis	144	48	120	10	12	2	0	A
	27	木奶果	Baccaurea ramiflora	251	80	180	44	25	2	0	B
	28	假海桐	Pittosporopsis kerrii	124	92	60	42	20	2	0	B
	29	棒柄花	Cleidion brevipetiolatum		40	•	0	17	2	0	B
	30	越南山小桔	Glycosmis cochinchinensis		24	•	0	2	2	0	B
	31	红光树	Knema furfuracea	162	76	120	2	13	1	0	B
	32	红梗润楠	Machilus rufipes	39	56	30	68	8	1	0	B
	33	大叶山楝	Aphanamixina grandifolia		20	60	3	8	1	0	B
	36	毒鼠子	Dichapetalum gelonmoides		40	•	10	5	1	0	B
	37	尖叶杜英	Elaeocarpus rugosus		32	0	0	4	1	0	B
	38	阔叶蒲桃	Syzygium latilimbum		28	•	0	3	1	0	B
	39	粗状琼楠	Beilschmeidia robusta		13	0	0	3	1	0	B
		小计						135	38	0	

续表 1

乔	40	披针叶楠	Phoebe lanceolata	155	96	60	31	64	0	0	C
	41	染木	Saprosma ternatum	208	64	90	82	36	0	0	C
	42	金钩花	Pseuduvaria indochinensis		44	30	22	15	0	0	B
木	43	滨木患	Arytera littoralis	113	96	30	28	14	0	0	B
	45	滇南溪桫	Chisocheton siamensis		28	60	0	9	0	0	C
	46	滇南风吹楠	Horsfieldia tetratepala		72	0	0	9	0	0	B
下	48	山香圆	Turpinia montana		52	0	0	8	0	0	C
	49	显脉大参	Macropanax chinensis	15	36	30	8	7	0	0	C
	50	大叶木兰	Magnolia henryi		40	30	9	7	0	0	C
层	51	五桠果叶木姜子	Litsea dilleniifolia		72	0	0	7	0	0	B
	52	黄棉木	Metadina trichotoma		20	0	0	5	0	0	B
		小　　计						248	0	0	

注：• 有幼苗但未计数

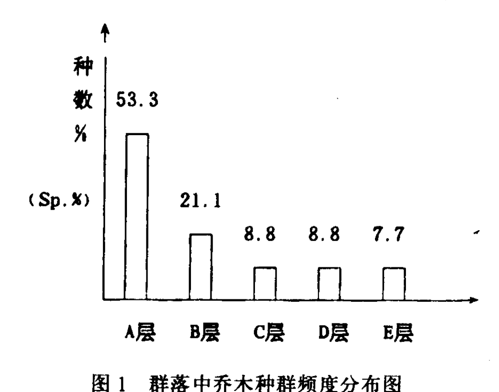


图 1　群落中乔木种群频度分布图

Fig.1　Tree species frequency diagram in the community

种群的大小是指在某一特定时刻种群中个体的总数（梅里尔, 1991）。从表 1 中可以看到样地中木本植物种群除番龙眼外（57 株／100 m^3）一般都不大，绝大多数密度在 5 株／100 m^3 以下；而且幼年个体多，成年个体少。林冠层种间种群大小虽然有明显差异，但成年个体的数量则相近，一般每个种 1～2 个个体，没有明显的优势种群。这说明群落生境对各种群的适合度相近；种群间没有明显的竞争优势者。乔木中层种群的成年个体数量稍有差异。乔木下层种群成年个体数量多少悬殊，有明显的优势种。

沟谷雨林中每个种群的成年个体不多，单位体积的生境中就能容纳更多的物种，使群落可具有更高的物种多样性。但种群成年个体数目少，非正常地丧失一个个体对种群的稳定可能会有较大的影响。

2. 种群的水平配置

乔木植物的水平分布　群落中各种乔木植物的频度分布见图 1 。各频度级种类数量的分布趋势与海南岛低地雨林的相似（胡玉佳等, 1992），而与 Raunkiaer 的频度定律有所不同，A 级频度的种类最多，E 级的最少。绝大多数种类的频度在 40% 以下，频度值大于 80% 的种类数量很少。乔木植物种类在群落中的水平分布不均匀。

乔木种群个体的水平分布格局　种群内个体的分布格局主要是种的生物学特性、种内种间关系和环境因子综合作用的结果。本群落中乔木有 90 种，它们在群落中主要以趋于集群形式或趋于随机形式两种方式分布（表 2）。在 27 个进行了格局分析的种群中趋于集群分布的有 14 个种群，占 52%；趋于随机分布的有 13 个，占 48%。与南亚热带常绿阔叶林和亚热带常绿阔叶林相比，趋于随机分布的种群数明显增多（刘玉成等, 1984）。

从表 2 中还可看出乔木下层物种个体分布以群集型为主，随着个体高度增高随机分布型种群数有增加的趋势，乔冠层中随机分布的种群数超过集群分布。群落中下层种群多呈群集格局分布，一方面以物种本身的生物学特性和群落内光环境特点有关；另一方面上层个体占据的位置限制了下层个体的分布，下层个体只能在上层个体之间的有限空间生长，易造成群集状。

表 2 方差/均值比的t-检验种群分布格局分析结果

Table 2 The result of statics testing the spatial pattern of individuals

层 次 Layers	种 群 名 称 Populations	S²/X-	T	格 局 类 型 Spatial Pattern
乔木上层	绒毛番龙眼	1.0690	0.2626	遵循Poisson分布
	思茅黄肉楠	1.8249	3.2485	趋于集群分布
	景洪暗罗	1.4138	1.5757	遵循Poisson分布
	泰国黄叶树	0.9613	0.1524	遵循Poisson分布
	轮叶戟	1.2194	0.8355	遵循Poisson分布
	海南水团花	1.9247	3.6407	趋于集群分布
	海南蒲桃	1.6860	2.6123	趋于集群分布
	窄叶翅子树	1.1398	0.5503	遵循Poisson分布
	降真香	1.4927	1.8758	遵循Poisson分布
	银钩花	3.0172	7.6814	趋于集群分布
乔木中层	红梗润楠	1.10344	0.2626	遵循Poisson分布
	云南银柴	1.7003	2.6665	趋于集群分布
	幅瓣蒲桃	1.6782	2.5824	趋于集群分布
	木奶果	1.0230	0.0875	遵循Poisson分布
	假海桐	2.4809	5.8304	趋于集群分布
	红光树	0.9951	0.0188	遵循Poisson分布
	越南山小桔	1.4138	1.5757	遵循Poisson分布
	假杜英	3.4828	9.4541	趋于集群分布
	大叶山楝	2.1035	4.2018	趋于集群分布
	滇南风吹楠	1.1839	0.7003	遵循Poisson分布
乔木下层	披针叶楠木	1.6724	2.5605	趋于集群分布
	染木	1.6000	2.3622	趋于集群分布
	金钩花	2.4483	5.5149	趋于集群分布
	滇木患	1.5862	2.2322	趋于集群分布
	棒柄花	1.9310	3.5453	趋于集群分布
	滇南溪桫	1.4138	1.5767	遵循Poisson分布
	山香圆	0.7586	-0.9191	遵循Poisson分布

注：α =0.05 n=31 t=2.042

有一些种群如大果青冈、毗黎勒、盆架树、假含笑等种群小个体数量较少，格局分析意义不大。

主要种群不同层次个体水平分布格局 同一种群在不同层次中的个体可能有不同的分布格局形式（表3）。也就是说，大多数种群随着个体发育的进程，分布格局可能会发生变化。在本群落中，乔冠层和乔木中层的多数种群由幼年到成年个体的分布格局有向更均匀分布变化的趋势。6个统计种群中5个的成年个体是随机分布，而3个在其发育过程中曾经有过群集分布。乔木下层种群的情况则与乔冠层和乔木中层种群相反，小乔木由幼年到成年有群聚的趋势。

有学者认为幼年到成年个体分布格局的变化反映了在个体发育过程中死亡的空间模式。Connell(1970) 和 Janzen(1970)不约而同地认为在热带常绿森林中树木个体的死亡有一种重要的空间因素，它使某些种类的成年个体趋于相对均匀的分布。这种死亡方式有助于在森林中维持较高的物种多样性(Janzen, 1970)。而另一些学者（Knight Anderson, 1971, Richards, 1975, Hubbell,1910, Pemadasa, 1981, 等等）则反对这种假设。他们的依据是：成熟的热带树木几乎不存在均匀方式的分布，他们通常是集群分布的（Robert *et al*, 1986)。在本研究中，乔冠层和乔木中层种群的成年个体的分布格局没有均匀型分布的，但也不呈集群方式分布。从幼年到成年确有个体趋于更均匀分布的趋势，结果支持 Connell 和 Janzen 的假说。但乔木下层的种群则表现出明显的群集分布，与 Connell 和 Janzen 的假说不符。从本研究的结果来看，在热带雨林中的大多数乔木植物种类可能确实存在 Connell 和 Janzen 的假定的死亡空间

表 3 种群在不同层次个体方差/均值比的t-检验分布格局分析结果

Table 3 The result of statics testing the spatial pattern of individuals in layers

层次 Layers	种群名称 Populations	层次 Layers	$S^2/\bar{X}$	T	格局类型 Spatial Pattern
乔木上层	绒毛番龙眼	A	0.9655	-0.1313	遵循Poisson分布
		B	1.6207	2.3635	趋于集群分布
		C	0.8966	-0.3939	遵循Poisson分布
		D	0.6824	-1.1001	遵循Poisson分布
	思茅黄肉楠•	B	1.0887	0.3376	遵循Poisson分布
		C	2.5802	6.0173	趋于集群分布
		D	0.8889	-0.3849	遵循Poisson分布
	银钩花	A	0.9655	-0.1313	遵循Poisson分布
		B	0.8966	-0.3939	遵循Poisson分布
		C	2.7494	6.6614	趋于集群分布
		D	3.4224	8.3914	趋于集群分布
	窄叶翅子树•	B	1.2259	1.0505	遵循Poisson分布
		C	1.0637	0.2424	遵循Poisson分布
		D	1.1563	0.5412	遵循Poisson分布
	海南蒲桃•	B	0.9655	-0.1313	遵循Poisson分布
		C	2.1773	4.4832	趋于集群分布
		D	2.2479	4.3227	趋于集群分布
	降真香•	B	0.9310	-0.2226	遵循Poisson分布
		C	1.4219	1.6036	遵循Poisson分布
		D	2.5442	5.3405	趋于集群分布
乔木中层	云南银柴	B	0.9655	-0.1313	遵循Poisson分布
		C	1.6552	2.4948	趋于集群分布
		D	1.4846	1.6960	遵循Poisson分布
	幅瓣蒲桃	B	0.9540	-0.1751	遵循Poisson分布
		C	1.3820	1.4545	遵循Poisson分布
		D	0.9688	-0.1830	遵循Poisson分布
	假海桐	B	0.9655	-0.1313	遵循Poisson分布
		C	2.4138	5.3836	趋于集群分布
		D	1.2500	0.8660	遵循Poisson分布
	木奶果	B	0.9655	-0.1313.	遵循Poisson分布
		C	1.0230	0.0875	遵循Poisson分布
		D	1.1892	0.6554	遵循Poisson分布
乔木下层	染木	C	1.6000	2.3622	趋于集群分布
		D	1.0882	0.3057	遵循Poisson分布
	披针叶楠木	C	1.6724	2.5605	趋于集群分布
		D	0.8426	-0.5453	遵循Poisson分布
	滇木息	C	1.5862	2.2322	趋于集群分布
		D	0.9239	-0.2638	遵循Poisson分布

注：α =0.05 n=31 t=2.042 • A层个体数太少，未进行格局分析。

模式，但也有部分种类幼苗个体的死亡不遵循这种空间模式。

林冠乔木的水平分布 热带雨林群落外貌的一个特征是群落最上层大乔木林冠相互间不连接成片，而是孤立地突出于林冠连续的乔木层之上。在本群落中林冠树种共有 24 种，33 个个体。其中绒毛番龙眼种群在林冠有 3 个个体，泰国黄叶树、景洪暗罗、轮叶戟、毗黎勒、大果青冈、银钩花、思茅黄肉楠和景东暗罗有 2 个个体外，其它种群在林冠层都只有一个个体。如果把林冠乔木的全部个体等同看待进行格局分析（表 4），结果表明这些林冠个体在群落内是趋于随机分布。

表 4 方差／均值比的 t-检验林冠大乔木分布格局分析结果

Table 4 The result of statics testing the spatial pattern of individuals at layer A.

样地数	植株数 Number	方差／均值	实测 T 值	t 值 *	格 局 类 型 Spatial Pattern
32	33	0.6559	−1.35467	2.042	遵循 Poisson 分布

* $\alpha = 0.05$, $n = 31$

表 5 乔木三层中种类及个体的数量垂直分布统计表

Table 5 Number of tree spicies and individuals at layers A,B and C

层 次 Layers	A 层 Layers A	B 层 Layer B	C 层 Layre C	总 数 Totle
构造种群数	24	20	42	86
组成种类数 Species	24	35	69	90
个体数 Individuals	33	75	518	613
预备种群数	7	11	9	27

3. 种群的垂直配置

种类的垂直配置 每一物种因其本身的生物学特性决定了它的成熟个体只能到达一定的空间高度，在群落中有特定的隶属层，而它的未成熟个体则可分布于其下的空间高度（表 1)。向应海（1981）把有成年个体，实际参加并构成了自己所属层的种群称为“构造种群”；没有成年个体，尚未能达到自己隶属层次的种群称为“预备种群”。

群落中乔木种类分布在群落的林冠层、乔木中层和乔木下层三个高度层中（图 2)，林冠层有 23 个种，乔木中层有 20 个种，乔木下层 42 种。由于上层种类的未成年个体生长在较低处，三个层次实际组成的种类分别为 23, 35 和 69（表 5)。

组成本群落的乔木种群大都是“构造种群”（87%），它们在群落中能达到所能到达的高度。属于林冠层、乔木中层和乔木下层的预备种群少，分别只有 7 个、11 个和 9 个。这一点与勐龙曼仰广热带雨林不同。在勐龙曼仰广热带雨林中，低层构造种群占绝对优势，预备种群为零；而上层中构造种群较少，预备种群占绝对优势（向应海, 1981)。上层中构造种群较少，预备种群较多的群落是处于群落发育阶段的群落；反之则是较为成熟的群落。曼仰广热带雨林虽是傣族人民的“龙山”，受到一定程度的保护，但由于紧靠村寨难免会受到人、畜的影响，原始性并不一定很强，代表性有限。

种群个体的垂直配置 群落中桥木种群的个体垂直配置有两种情况（表 1)：有些种群在其构造层及以下各层中都有个体，个体的高度分布较为连续；另一些种群只在部分层次中有其个体。前一类种群为“连续种群”，后一类为“间歇种群”（向应海, 1981)。本群落的 53 个常见种群中连续种群有 23 个，占 43.4%；间歇种群 30 个，占 56.6%。“连续种群”在群落中的作用及地位较为稳定，连续的构造种群可以被认为是群落的基本种类组成成分。而间歇种群中，有些被认为不是沟谷雨林的成分，而是山地雨林或季风常绿阔叶林等的成分，如本群落中的山桂花、大果青冈和印栲，只是偶然侵入，它们在群落中的数量随时

间会有较大的变动。

各个种群个体在垂直层次中的分布见表 1。除少数间歇种群外种群个体数量的垂直分布一般都是低层次较多，高层次较少。整个群落乔木种群个体数量的垂直分布也是如此（图 3），草本更新层最多，灌木层其次，林冠层最少，呈正金字塔形。尽管乔木上层个体数少，但由于每一个个体体积大，整个层次的个体占据的空间并不小，乔冠层仍是群落的建群层。

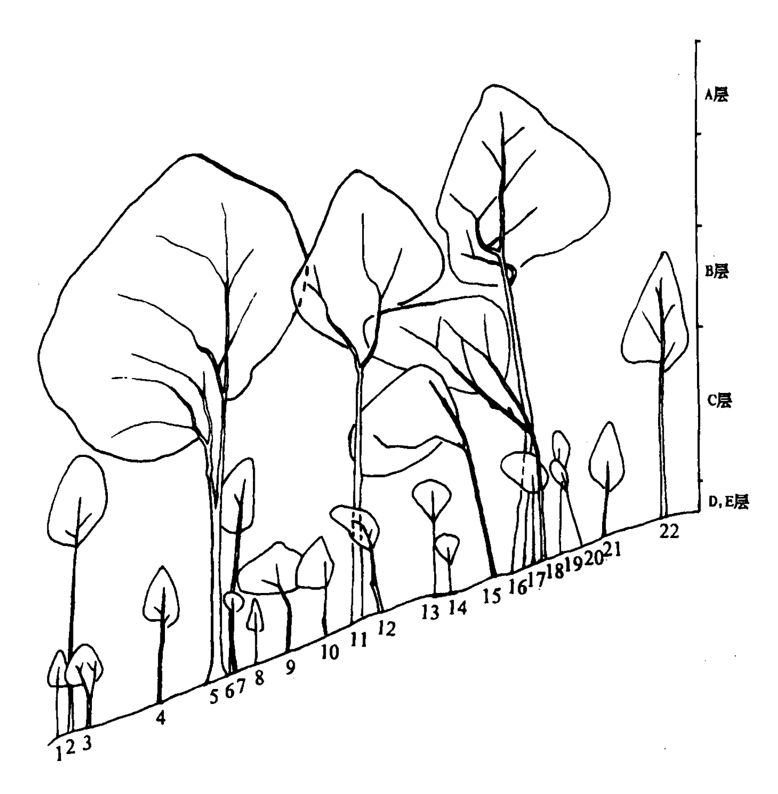


图 2　沟谷雨林乔木植物垂直结构剖面图

Fig.2　The vertical profile of tropical seasonal rain forest

1. 黄棉木 *Metadina trichotoma;* 2. 印度栲 *Castanopsis indica;* 3. 染木 *Saprosma ternatum;* 4. 网脉蒲桃 *Syzygium cathayensis;* 5. 绒毛番龙眼 *Pometia tomentosa;* 6,9,16. 木奶果 *Baccaurea ramiflora;* 8. 五桠果叶木姜子 *Litsea dilleniifolia;* 10. 毒鼠子 *Dichapetalum gelonmoides;* 11. 光叶天料木 *Homalium ceylanicum;* 12.15.滨木患 *Arytera littoralis;* 13,14,17,18,19. 降真香 *Acronychia pedunculata,* 20,21,23. 幅瓣蒲桃 *Syzygium oblatum;* 22. 海南水团花 *Adina hainanensis;* 24. 思茅黄肉 *Actinodaphne henryi*

表 6　乔木三层中的 Simpson 多样性指数

Table 6　Simpson index in A, B and C layers

层 次 Layers	乔木上层 A Layer	乔木中层 B Layer	乔木下层 C Layer
Simpson 指数	0.28986	0.16471	2.26556

个体的高度与胸径或年龄是成正比的。因此，可推断整个群落的乔木植物的立木级结构和年龄结构也都是呈正金字塔形，或称为“J 型”分布。这是一种稳定的种群个体垂直分布结构（Jonathan,1987）。胡玉佳（1992）认为立木级结构的“J 型”布是原生性雨林的一普遍特征。

以种的数目、全部种的个体总数及每个种的个体数综合表示的多样性指数修正的 Simpson 指数测定三个高度层次中物种多样性的垂直分布，结果见表 6

乔木下层具有最高的物种多样性其 Simpson 指数数值比林冠层或乔木中层的大得多。

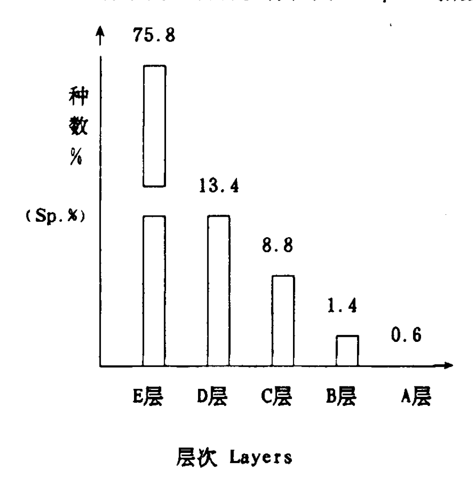


图 3　群落中乔木种群个体数量的垂直分布百分比

Fig.3　Percentage of tree species individuals in layers

植物在群落中的垂直分布一方面取决于物种自身的生物学特性，即生长型；另一方面反映出群落中垂直方向上环境因子的差异。环境因子主要包括光照、空气湿度和气温。光照的变化是很明显的，从林冠面的全光照到近地面的阴暗光照，由上至下光照强度逐渐减弱。林内垂直方向上空气湿度和气温的变化也是明显的。我们在林内进行了 4 天 12 次的小气象观测，结果见表 7,8。

种群间的关联及分离　组成群落的植物种群间的亲合和排斥不大。从种群间关联分析结果（图 4）可看到，29 个种群间的 406 个种对关系中，明显关联的 37 对，仅占总种间关系的 9%。其中，正相关 22 对，占关联的 60%；负关联的 15 对，占 40%。即使考虑到由于取样时样地大小对分析结果可能造成的影响，群落中乔木种群间的亲合性总体上也不会太大。

林冠层种群间的关联较低，但与下面种群有较多关联。在明显关联的 37 个种对中，17 个乔木上层种类之间有关联种 8 对，与下面层次 12 个种群则有 16 个关联种对，其中正关联 11 对；下层种群间有 13 个关联种对，其中正关联 6 对，负关联 8 对。

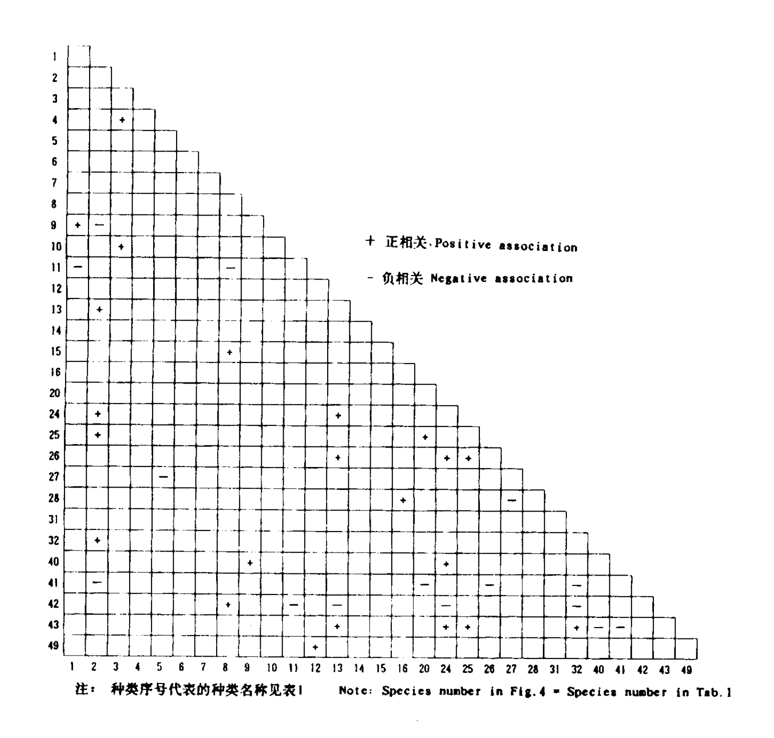


图 4　乔木种群种间关联矩阵

Fig.4　The association matrix of tree populations

导致种群间表现呈正关联主要有两种原因所致，一是有互利关系，二是有相似的环境要求。种群间呈负关联也可能是由两种情况所致，一是相互排斥，二是有不同的环境要求。

表 7 沟谷雨林群落中温度垂直分布*

Table 7 The height distribution of air temperatur in the community

高 度 Height (m)	平均气温℃			与地面差异显著性F检		
	10时	14时	16时	10时	14时	16时
地 面	12.5	14.0	15.2	—	—	—
5 m	12.6	14.4	15.7	$F<0.1$	$F>0.1$	$F>0.1$
15 m	12.4	14.6	16.2	$F<0.1$	$F>0.05$	$F>0.1$

*测定时间：1993年12月3日～10日

表 8 群落中相对湿度垂直分布*

Table 8 The height distribution of relative humidity in the community

高 度 Height (m)	平均相对湿度 %			与地面差异显著性F检验		
	10时	14时	16时	10时	14时	16时
地 面	95	97	98	—	—	—
5 m	95	91	98	$F<0.1$	$F>0.05$	$F<0.1$
15 m	86	81	88	$F>0.1$	$F>0.01$	$F>0.01$

*测定时间：1993年12月3日～10日

本群落种群间表现除较低的关联，并不意味着种群间不存在复杂多样的种间关系，群落是随机、松散的种类组成集合体。群落中大多数种群间实际上存在着这样那样的种间关系，如竞争等。

讨 论

群落中种群个体的空间分布状况一方面取决于物种本身的生物学特性，又反映出种间或个体间相互关系的作用结果。通过对沟谷雨林中乔木植物种群大小及空间分布的研究，作者对沟谷雨林中的种间关系有如下认识：

在竞争关系中，各个种间自身的竞争能力接近，个体间有竞争优胜者，物种间没有竞争优胜者，物种不能通过竞争扩大自己的资源占有，在成年个体数量上明显多于其它竞争对手，成为群落中的优势种。在这种竞争中个体能否生存、生长发育主要取决于外部有益因子的出现，以及是否正处于最有利的受益位置。在沟谷雨林中这一主要因子是林窗的出现及伴随的太阳能量的增加。林窗出现时，谁正处于有利位置能最有效地和最多地利用增加的太阳能，谁就能在竞争中取胜。林冠乔木的一个个体由幼苗生长发育到林冠层，是需要多次这种机会才能实现的。群落中林窗的出现位置是随机的，因此使多数林冠层和乔木中层种群的个体分布表现成随机分布的格局（表 2, 表 3）。种群为了保持在群落中的稳定，保持有大量的幼苗（表 1），而且相对均匀地分布于群落中（表 3），以确保总有一些个体获得随机的生存机会，在群落中长期稳定存在。

更准确地说，竞争不是随时随地都在进行，当没有林窗时种间或种内个体间并不竞争，而是处于相互"干扰"（Harper, 1961)的状态，生长受到抑制，但共存。当林窗出现时，由相互干扰转变为竞争，一些个体被淘汰；郁闭后竞争停止，转为相互干扰；林窗再次形成时，又开始竞争。干扰、竞争的轮回使竞争具有间歇性。

从各乔木种群在群落中的空间位置（表 1）及生物学特性来看，种间存在广泛的生态位重叠，尤其是同层种群中。按 Gause 的竞争排斥原理，这种生态位重叠种的共生现象是不可能存在的。在本研究的沟谷雨林中，生态位重叠的种类间通过"间歇式竞争"，即种内和种间个体相互关系在干扰和竞争间的相互转变，来达到竞争与共存的平衡。间歇式竞争既可解释了热带雨林较高的物种多样性，又符合热带雨林林窗更新机制。

在共生关系中，强调群落的整体作用，即种群与群落共生，而多数具体种群间则表现为既不吸引也不排斥（图 3），相对独立。

在本群落的分布区内，与该群落紧邻有山地雨林、季风常绿阔叶林及各种次生性森林群落，这些群落

中的种类绝大多数并不会出现在沟谷雨林中，虽然是会有少量的种类侵入到沟谷雨林，如本研究群落中的假含笑、大果青冈、印栲和粗糠柴，它们在群落中的数量不稳定，不能成为群落的稳定成分，是群落的外来种。

热带雨林中种群间的亲合关系不明显，但种群与整体群落间有较大的亲合关系，群落有自己的稳定种类成分，内部的种类相对独立，但强烈排斥外来种类，表现为内松外紧的种间关系。

参考文献

向应海, 1981. 滇南热带雨林中种群配置的初步研究. 云南植物研究, **3**(1): 57

刘玉成,缪世利, 1984. 四川省缙云山常绿阔叶林的数量分类与建群种种群的分布格局. 生态科学, (2): 17

张金屯, 1995. 植被数量生态学方法. 中国科学技术出版社, 79

陆阳, 1982. 鼎湖山森林群落数量分析. 生态科学, (1): 74

吴征镒, 朱彦丞主编, 1987. 云南植被. 北京: 科学出版社

金振洲, 欧晓昆, 1997. 西双版纳热带雨林植被的群落多样性研究. 云南植物研究, 增刊 Ⅸ: 1～30

胡玉佳等, 1992. 海南岛热带雨林. 广州: 广东高等教育出版社

梅里尔 D J（黄瑞复等译）, 1991. 生态遗传学. 北京: 科学出版社, 128

Connel J H, 1970. On the role of natural enemies in preventing exclusion in some marine and in rain forest trees. Dynamics of Numbers in Population. Proceeding of Advanced Study Institute, Centre for Agricaltural Publication and Documentation, Wageningen, Netherland. 295

Harper J L, 1961. Approaches to the study of plant competition. *Soc Exp Biol Symp*, **15:** 1

Hubbell S P,1979. Tree dispersion,abundance and diversity in a tropical dry forest. Science, N. Y., **203:** 1299

Janzen D H, 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, **104:** 501

Jonathan W S（祝宁等译）, 1987. 植物种群生态学导论. 东北林业大学出版社, 81

Lang G E, Knight D H, Anderson D A, 1971.Sampling the density of tree species with quadrat in a species rich tropical forest. *Forest Science*, **17:** 395

Pemadasa M A, Gunatilleke C V S, 1981. Pattern in a rain forest in Sri Lanka. *Journal of Ecology*, **69:** 117

Richards P, Williamson G B, 1975. Treefalls and pattern of understorey species in wet lowland tropical forest. *Ecology*, **56:** 1226

Robert W S, Christine A R, 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, **74:** 624